

Egyetemi doktori (PhD) értekezés tézisei

**TÖBBVÁLTOZÓS SZEXUÁLIS SZELEKCIÓ ÉRVÉNYESÜLÉSE TÜLEKEDŐ
VERSENGÉST ÉS TERRITÓRIÁLIS VISELKEDÉST FOLYTATÓ
KISSZITAKÖTŐK REPÜLÉSI SAJÁTOSSÁGAINÁL**

**MULTIVARIATE SEXUAL SELECTION ON PERFORMANCE-RELATED TRAITS
IN SCRAMBLING AND TERRITORIAL DAMSELFLIES**

Gyulavári Hajnalka Anna

Témavezetők:
Dr. Robby Stoks
Dr. Dévai György



DEBRECENI EGYETEM
Természettudományi Doktori Tanács
Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola

Debrecen, 2016

1. BEVEZETÉS ÉS CÉLKITŰZÉSEK

A szexuális szelekció az evolúció egyik erőteljes mozgatórugója, melynek érvényesülése (erős vagy gyenge), iránya (pozitív vagy negatív) és a formája (lineáris vagy nemlineáris) is változhat (Kingsolver et al. 2001; Kingsolver és Diamond 2011; Siepielski et al. 2009, 2011). Annak ellenére, hogy számos tanulmány született a szexuális szelekció témakörében, három szempont kevésbé tanulmányozott maradt. Ezek viszont nagyon fontosak ahhoz, hogy teljes mértékben megértsük, hogyan hat a szexuális szelekció egy adott faj jellegeire.

(1) A legtöbb szexuális szelekciós tanulmány középpontjában egy vagy néhány fenotípusos jelleg áll (pl. Gosden és Svensson 2008; Steele et al. 2011), de csak néhány tanulmány alkalmaz többváltozós megközelítést (pl. Blanckenhorn et al. 2003; Swillen et al. 2009; Punzalan et al. 2010). A többváltozós megközelítés azért fontos, hogy megkülönböztethető legyen az adott jellegre ható közvetlen és közvetett szexuális szelekció.

(2) A legtöbb tanulmány középpontjában morfológiai jellegek (főleg testméretek) állnak, és például az energiatartalékokkal kapcsolatos fiziológiai jellegek (de lásd pl. Blanckenhorn et al. 2003, 2004; Swillen et al. 2009), vagy a mozgással kapcsolatos teljesítőképesség (de lásd pl. Kelly et al. 2008) figyelmen kívül maradnak.

(3) A legutóbbi vizsgálatok azt sugallják, hogy a szexuális szelekció nemcsak egyes populációk között, hanem egy adott populáción belül és bizonyos időszakok között is változhat (pl. Gosden és Svensson 2008; Steele et al. 2011).

Ha figyelmet fordítunk a szexuális szelekció ilyen tér- és időbeli változására, megtudhatjuk, hogy különböző populációknál és különböző időszakokban vajon ugyanazok a jellegek részesülnek-e előnyben. Ennek jelentősége abban áll, hogy ezáltal megérthetjük a jellegek evolúciós dinamikáját.

Az utóbbi évtizedekben nagymértékben nőtt az olyan tanulmányok száma, melyek a DNS szekvenciákat és a morfológiát társítják a taxonómiai problémák minél egyértelműbb megoldása érdekében. Ám viszonylag kevés figyelem fordult a szitakötők felé (de lásd pl. Pilgrim et al. 2002; Stoks et al. 2005; Pilgrim and Von Dohlen 2007). Következésképpen számos taxonómiai probléma vitás maradt ennél a rendnél (Schmidt 2001; Dijkstra 2003; Dijkstra és Lewington 2006). Az egyik ilyen vitás probléma a *Chalcolestes viridis* (Vander Linden, 1825) és a *C. parvidens* Artobolevskii, 1929 státusza és filogenetikai helyzete (Jödicke 1997; Schmidt 2001).

A doktori értekezésben célul tűztük ki, hogy tanulmányozzuk az egyedek teljesítőképességére, továbbá a teljesítőképesség alapjául szolgáló morfológiai és fiziológiai jellegekre ható többváltozós szexuális szelekciót, és ezt hasonlítsuk össze a tülekedő versengési és territoriális párzási rendszerekben. Mivel az általunk vizsgált egyik fajnak a taxonómiai helyzete kérdéses, ezért további céljaink között szerepelt filogenetikai fák szerkesztése, a faj filogenetikai helyzetének tisztázása érdekében.

A **II. Fejezetben** a *C. viridis* taxonómiai helyzetét kívántuk tisztázni. Vizsgáltuk, hogy vajon a *Lestes* vagy a *Chalcolestes* génuszhoz tartozik-e, és hogy milyen kapcsolatban áll a *C. parvidens* taxonnal. Tanulmányoztuk, hogy a két taxon elkülönült monofiletikus csoportot alkot-e, valamint összehasonlítottuk a genetikai távolságukat az elfogadott európai *Lestes* fajokéval.

A **III. Fejezetben** vizsgálataink célja az volt, hogy többváltozós megközelítést alkalmazva kiderítsük, hogyan idézheti elő a különböző morfológiai és fiziológia jellegek időbeli változása az egyedi teljesítőképesség jellegeinek (esetünkben a repülési sebesség és a repülés maximális időtartama), valamint a szexuális szelekciónak az időbeli változását. Ezt a vizsgálatot a territoriális viselkedést mutató *C. viridis* egyik populációján végeztük, egy teljes reprodukciós időszakot nyomon követve.

A **IV. Fejezetben** arra törekedtünk, hogy feltárjuk a fenotípus-teljesítmény-fitnessz tengelyt a tülekedő versengést folytató *Coenagrion puella* (Linnaeus, 1758) kisszitakötőnél, azáltal, hogy vizsgáljuk a kapcsolatot egy sor fiziológiai és morfológiai jelleg, valamint a repülési teljesítőképesség és a rövid távú párzási siker között.

2. ANYAG ÉS MÓDSZER

A **II. Fejezetben** a morfometriai összehasonlításhoz 305 hím imágót gyűjtöttünk hat európai országból. Tizenhat jelleget vettünk fel digitális tolómérő és sztereomikroszkóp segítségével. A test, a fej, a szárnyak és a fogókészülék morfometriáját hasonlítottuk össze több populációból származó hímeknél, hogy megállapítsuk, vajon a két taxon egyértelműen elkülöníthető-e egyszerű testméretek alapján. Ezen felül olyan hímeket is bevontunk a vizsgálatba, melyek átmeneti jellegeket mutattak (a fogókészülékük színében és formájában), és feltehetően hibridek voltak (Olias et al. 2007 alapján). Célunk az volt, hogy megvizsgáljuk, vajon ezek az egyedek átmeneti morfometriát mutatnak-e.

A két taxon elválását leginkább előidéző jellegek meghatározására és a köztes tulajdonságokkal rendelkező egyedek helyzetének felmérésére lépésenkénti diszkriminancia-analízist végeztünk a STATISTICA v.8 program segítségével (StatSoft, Tulsa, OK, USA).

30 egyed felhasználásával DNS vizsgálatokat is végeztünk. Filogenetikai fákat hoztunk létre, hogy tisztázzuk a *C. viridis* és keleti formája, a *C. parvidens* taxonómia helyzetét. Két független lókuszt – a magi riboszomális belső átírt köztes szakaszának (ITS) és a mitokondriális citokró-m-oxidáz alegység I-nek (COI) (Simon et al. 1994; Heinze et al. 2005) – DNS szekvenciáit elemeztük, hogy megtudjuk, a kérdéses taxonok elkülönült monofiletikus csoportokat képeznek-e. Ezeket a DNS szekvenciákat arra is felhasználtuk, hogy összehasonlítsuk a genetikai távolságokat a két vizsgált taxon és az elfogadott európai *Lestes* fajok között. A DNS szakaszok szekvenálása BigDye®Terminator v3.1 CycleSequencing Kit segítségével történt. A legnagyobb valószínűség és maximális parszimónia elemzések a MEGA5 programcsomaggal történtek (Tamura et al. 2011). A Bayes-féle analízist MrBayes v. 3.1 programmal végeztük (Huelsenbeck és Ronquist 2001). A páronkénti távolságokat Kimura 2-paraméteres modellel számoltuk, a MEGA5 programot használva.

A **III. Fejezetben** vizsgáltuk az egyedek repülési teljesítőképességére, valamint a teljesítőképesség alapjául szolgáló morfológiai és fiziológiai jellegekre ható többváltozós szexuális szelekciót a territoriális viselkedést mutató *C. viridis* kisszita-kötőnél. Keresztmetszeti mintavételezéssel párzó és nem párzó hím egyedeket gyűjtöttünk a terepen, kézi háló segítségével (pl. Blanckenhorn et al. 1999; Gosden és Svensson 2008; Steele et al. 2011). 2011-ben összesen 282 párzó és 238 nem párzó *C. viridis* hím egyedet gyűjtöttünk be a 12 hetes reprodukciós időszak alatt, hogy tanulmányozzuk a szexuális szelekció időbeli változását. A mintavételezés Tervuren-ben, Belgiumban történt. A reprodukciós időszakot 2 hetes időintervallumokra osztottuk.

A repülési teljesítőképességet (repülési sebesség és maximális időtartam) minden egyednél a laboratóriumban állapítottuk meg. Erre egy 2 m magas, 20 cm átmérőjű, 43°-os szögben döntött Plexiüveg repülési csövet használtunk, Therry et al. (2014) metodológiája alapján, melyet a laboratóriumi körülményekhez igazítottunk. Meghatároztuk a repülési sebességet (a legmagasabb repülési érték és az eléréséhez szükséges idő hányadosa), valamint a repülés maximális időtartamát.

Minden egyes egyednél mértünk négy olyan fiziológiai és morfológiai jelleget, melyek a kisszítakötőkre jellemzőek: energiaraktár (zsírtartalom), repülési izom hányados, szárnyhossz és szárnyterhelés. A zsírtartalmat Bligh és Dyer (1959) protokollja alapján állapítottuk meg. Mivel a kisszítakötők torának nagy részét a repülési izmok adják (Marden 1989), a repülési izom tömegét a tor fehérjekoncentrációjából állapítottuk meg (lásd pl. Snell-Rood et al. 2014), Bradford (1976) alapján. A repülési izom hányadost a repülési izom és a teljes nedves testtömeg hányadosa alapján számoltuk, és mg/mg nedves tömegre vonatkoztatva fejeztük ki. A szárny hosszát a testméret becslésére használtuk (lásd ugyancsak pl. Plaistow and Siva-Jothy 1999; Carchini et al. 2000). A szárny hosszát és a területét digitális fényképeken állapítottuk meg, 17 tájékoztatósi pont felhasználásával a TpsDig 2.16 program (Rohlf 2010) használatával. A szárnyterhelést a teljes nedves testtömeg és a szárny területének hányadosaként állapítottuk meg. Minden statisztikai elemzéshez a STATISTICA v.12 programot használtuk (StatSoft, Tulsa, OK, USA).

A repülési teljesítőképességi jelegek, valamint a hozzájuk kapcsolódó fiziológiai és morfológiai jelegek reprodukciós időszakon belüli változásának megállapítására jellegenként külön-külön általános lineáris modellt alkalmaztunk. A két hetes időtartamokat, mint függő változókat adtuk a modellhez, a párzási állapotot pedig kategorikus független változóként. A repülési teljesítőképességre ható teljes szexuális szelekció vizsgálatára egyváltozós általánosított lineáris modellt alkalmaztunk (külön-külön a repülési teljesítőképesség jellegeire), melyekben a repülési teljesítőképesség jelegei független változóként, a párzási állapot (párzó vagy nem párzó) pedig bináris függő változóként volt jelen (Lande és Arnold 1983). A szignifikanciaszint megállapításához binomiális hiba szerkezetet (binomial error structure) és logit link funkciót használtunk (Janzen és Stern 1998). Amikor a négyzetes szelekciót vizsgáltuk, a repülési teljesítőképesség jellegeinek négyzetes tagjait is a modellhez adtuk. Az adott jellegre közvetlenül ható szexuális szelekció vizsgálatára többváltozós általánosított lineáris modellt alkalmaztunk, az előbbieken leírt elrendezésben, azzal a különbséggel, hogy ebben az esetben mindkét repülési jelleget egyszerre tartalmazta a modell.

Amikor egy jelleg esetében a lineáris szexuális szelekció szignifikáns volt, közöltük az egyváltozós lineáris szelekciós differenciált (S) és a többváltozós lineáris szelekciós grádiens (β), melyek a standardizált jelegek és relatív fitnessz regressziójából származó koefficiensek (Lande and Arnold 1983).

Amikor egy jelleg esetében a négyzetes szexuális szelekció szignifikáns volt, közöltük az egyváltozós négyzetes szelekciós differenciált (C) és a többváltozós négyzetes szelekciós grádiens (γ), melyek a standardizált négyzetes jellegek és a relatív fitnessz regressziójából származó koefficiensek kétszeresének adódtak (Stinchcombe et al. 2008). A regressziós koefficienseket a már korábban ismertetett módon számoltuk, azzal a különbséggel, hogy ebben az esetben normális hibaeloszlást használtunk (Janzen and Stern 1998).

Hasonló módon állapítottuk meg a morfológiai és fiziológiai jellegekre ható szexuális szelekciót is. E jellegek hozzájárulását a repülési teljesítőképességhez külön-külön általános lineáris modellel ellenőriztük, a négy fenotípusos jelleget és azok négyzetes tagjait független változóként, továbbá a repülési teljesítőképesség jellegeit függő változóként használva. A jellegekre ható szelekció ábrázolására köbös (cubic) spline módszert alkalmaztunk, a glms 4.0 program használatával (Schluter 1988).

A **IV. Fejezetben** a tülekedő versengést folytató *C. puella* hím egyedeket tanulmányoztuk, melyeket 2010-ben gyűjtöttünk hat közép-európai populációból. Összesen 337 hím lett begyűjtve (182 párzó és 155 nem párzó) a párzási időszak csúcsán (június 12-július 22). A hímek repülési teljesítőképességét (repülési sebesség és maximális időtartam) *in situ* teszteltük. Minden egyes egyednél meghatároztunk a kisszítakötőkhöz kapcsolódóan (i) egy sor fiziológiai jelleget: az immunfunkcióba való befektetést (a fenol-oxidáz aktivitását), az energiaraktárat (zsírtartalom), a relatív repülési izomtömeget (repülési izom hányados) és (ii) egy sor morfológiai jelleget: a szárny hosszát, a szárny oldalviszonyát és a szárny terhelését. A szárny hosszát a testméret becslésére használtuk (pl. Carchini et al. 2000).

A fenol-oxidáz aktivitását a hemolimfából állapítottuk meg, Stoks et al. (2006) alapján. A zsírtartalom és az izomtömeg meghatározására Swillen et al. (2009) protokollját használtuk. A bal hátulsó szárny hosszát és területét digitális fényképeken állapítottuk meg, TpsDig 2.16 program használatával (Rohlf 2010). A szárny területének meghatározásához 18 tájékoztatósi pontot jelöltünk ki a szárny szélén haladva, ezáltal egy sokszöget képezve, mely lefedi a szárny felületét. A szárny terhelését a teljes testtömeg és a szárny területének a hányadosából képeztük. A teljes és a közvetlen szexuális szelekciót a III. Fejezetben leírtakhoz hasonlóan vizsgáltuk STATISTICA v.11 (StatSoft, Tulsa, OK, USA) program segítségével.

3. ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK

- A genetikai vizsgálatok eredményei alátámasztották a *Chalcolestes* nemzetség érvényességét. Kimutattam, hogy a két *Chalcolestes* taxon monofiletikus csoportot alkot, s elkülönül a többi vizsgált európai *Lestes* fajtól, mind a mitokondriális COI gén, mind a nukleáris riboszomális ITS régió alapján.
- Igazoltam, hogy a *C. viridis* és a *C. parvidens* elkülönülnek egymástól a morfometrikus térben, annak ellenére, hogy nem volt egyetlen olyan morfológiai jellemző sem, ami meggyőzően megkülönböztetné a két taxont.
- A genetikai vizsgálatok alapján arra következtettem, hogy a két *Chalcolestes* taxon – a többi európai *Lestes* fajhoz képest – szorosan kapcsolódik, viszont két monofiletikus csoportot alkotnak, anélkül, hogy közös haplotípusaik lennének. Ez arra utal, hogy különböző leszármazási vonalakba tartoznak és a *C. parvidens* faji státuszát valószínűsítik.
- A *C. viridis* esetében a repülési teljesítőképesség maximális időtartamának időbeli változása ellenére azt találtam, hogy a megnövekedett maximális repülési időtartam egyenletes szexuális szelekció alatt áll. A maximális repülési időtartam kialakulásához két repüléssel kapcsolatos jelleg járul hozzá (a testméret és a szárnyterhelés), amelyekre az előbbtől eltérően, időben meglehetősen változó szexuális szelekció hat.
- Bizonyítottam, hogy a morfológiai jellegekre ható szexuális szelekció időbeli változása egy reprodukciós időszakon belül is megfigyelhető a területiális viselkedést folytató *C. viridis* kisszítakötőnél.
- Elsőként vizsgálva a teljesítőképességre ható, időben változó szexuális szelekciót, igazoltam azt a hipotézisünket, mely szerint a teljesítőképességre (itt a repülés maximális időtartamára) ható szelekció időben jóval állandóbb, mint a teljesítőképességet meghatározó jellegekre (ebben az esetben a testméret és a szárnyterhelése) ható szelekció.
- A repülési teljesítőképesség maximális időtartamára vonatkozó változatlan, pozitív irányú szexuális szelekciót mutattam ki a tülekedő versengést folytató kisszítakötő, a *C. puella* esetében.

- Az egyik jellegnél, a zsírtartalomnál módon nyílt bemutatni a teljes fenotípus-teljesítőképesség-fitnessz tengelyt, amikor is a nagyobb zsírtartalomra irányuló szelekció a maximális repülési időtartamra ható szelekcióval és a zsírtartalom és maximális repülési idő pozitív kovariációjával magyarázható.
- Három másik jellegnél (testméret, repülési izom hányados, szárnyterhelés) ugyanakkor olyan szelekciós mintázatokat állapítottam meg, melyek nem magyarázhatók a fenotípusos jellegek repülési teljesítőképességre gyakorolt hatásával. Ezek újfajta, tesztelhető hipotéziseket vetnek fel arra vonatkozóan, hogy az adott jellegek és a párzási siker közötti kapcsolat miként jön létre. Ugyanakkor ez óvatosságra is int, amikor a különböző jellegeket a repülési teljesítőképesség két vizsgált jellegének (sebesség és maximális időtartam) helyettesítésére szeretnénk használni.
- Összegezve elmondhatom, hogy az elsők között vizsgáltam a repülési teljesítőképességre ható szexuális szelekció térbeli és időbeli változását, melynek eredménye megerősíti azt az új feltételezést, hogy a teljesítőképességre (itt a repülés maximális időtartamára) ható szelekció sokkal állandóbb térben és időben, mint a teljesítőképesség alapjául szolgáló jellegekre ható szelekció.

1. INTRODUCTION AND OBJECTIVES

Sexual selection is a powerful force directing evolution which can vary in strength (strong or weak), direction (positive or negative) and form (linear or nonlinear) (Kingsolver et al. 2001; Kingsolver and Diamond 2011; Siepielski et al. 2009, 2011). Despite the many studies on sexual selection, three aspects remain understudied, yet very relevant to fully understand sexual selection on the traits of a given species.

(1) While most of the studies on sexual selection focused on a single or few phenotypic traits (e.g. Gosden and Svensson 2008; Steele et al. 2011), a minority of studies followed a multivariate approach (e.g. Blanckenhorn et al. 2003; Swillen et al. 2009; Punzalan et al. 2010). This is important to disentangle direct selection versus indirect sexual selection on a trait.

(2) Most studies focused on morphological traits (mainly body size) and ignored physiological traits, for example related to energy reserves (but see e.g. Blanckenhorn et al. 2003, 2004; Swillen et al. 2009), and locomotor performance (but see e.g. Kelly et al. 2008).

(3) Finally, recent studies suggest that sexual selection may vary both among populations and among time periods within a given population (e.g. Gosden and Svensson 2008; Steele et al. 2011).

Paying attention to such spatiotemporal variation in sexual selection will learn whether the same traits are preferred across populations and seasons which is directly relevant to understand the evolutionary dynamics of these traits.

Although studies that are combining DNA sequences and morphology to resolve taxonomic problems have been increased significantly in the last decades, relatively few studies have focused on odonates (but see e.g. Pilgrim et al. 2002; Stoks et al. 2005; Pilgrim and Von Dohlen 2007). As a result, many taxonomic affiliations still remain debated in this order (Schmidt 2001; Dijkstra 2003; Dijkstra and Lewington 2006). One of the debated issues concerns the status and phylogenetic position of *Chalcolestes viridis* (Vander Linden, 1825) and *C. parvidens* Artobolevskii, 1929 (Jödicke 1997; Schmidt 2001).

The goal of the thesis is to study multivariate sexual selection on whole-organism performance and the underlying morphological and physiological traits and contrast this between species with a scrambling and territorial mating system. As the taxonomic position of one study species is debated, an additional objective is to reconstruct phylogenetic trees to resolve the position of the species.

In **Chapter II**, our aim was to clarify the taxonomic position of the study species *C. viridis*. More specifically, we investigated whether it belongs to the genus *Lestes* or *Chalcolestes* and study its relation to *C. parvidens*. We tested whether these taxa represent separate monophyletic groups as well as compare the genetic distance with those that are found between well-accepted European *Lestes* species.

In **Chapter III**, we applied a multivariate approach to study how temporal variation in different morphological and physiological traits may generate temporal variation in whole-organism performance traits (flight speed and flight endurance) and in sexual selection throughout the entire reproductive season in one population of the territorial damselfly *C. viridis*.

In **Chapter IV**, we aimed to explore the phenotype-performance-fitness axis in the scrambling damselfly *Coenagrion puella* (Linnaeus, 1758) by studying the links between a set of physiological and morphological traits, flight performance, and short-term mating success.

2. MATERIALS AND METHODS

In **Chapter II** for morphometric comparison, 305 adult male damselflies were collected from six European countries. Sixteen continuous characters were measured with digital caliper and a stereomicroscope using an ocular micrometer. We compared morphometry of body, head, wings and cerci of males from several populations to determine if the two taxa can be unequivocally distinguished using simple measurements. We also included males with intermediate traits (based on appendage colour and shape) assumed to be hybrids (according to Olias et al. 2007) to test whether these traits show intermediate morphometry. To identify traits that separate the taxa and to evaluate the position of the intermediate forms we performed a forward stepwise discriminant function analysis using the software STATISTICA v.8 (StatSoft, Tulsa, OK, USA).

Additionally, a subset of 30 individuals was used for DNA analyses. We reconstructed phylogenetic trees to resolve the taxonomic position of *C. viridis* and its eastern form. We analysed DNA sequences from two independent loci, the nuclear ribosomal internal transcribed spacer (ITS) (Kane and Rollinson 1994) and the mitochondrial cytochrome oxidase I (COI) (Simon et al. 1994; Heinze et al. 2005) regions to test whether the two taxa represent separate monophyletic groups. The DNA sequences were also used to compare the genetic distance between the two taxa with those found among well-accepted European *Lestes* species. DNA fragments were sequenced with the BigDye[®] Terminator v3.1 CycleSequencing

Kit (Applied Biosystems, Foster City, CA, USA). Maximum likelihood (ML) and maximum parsimony (MP) analyses were performed with the MEGA5 software (Tamura et al. 2011). Bayesian analysis was performed with MrBayes version 3.1 (Huelsenbeck és Ronquist 2001). Pairwise distances were calculated using the Kimura 2-parameter model in MEGA5.

In **Chapter III** to study multivariate sexual selection on whole-organism performance and the underlying morphological and physiological traits in a territorial damselfly we used a cross-sectional sampling method. Mated and unmated males were collected with hand-held nets in the field (e.g. Blanckenhorn et al. 1999; Gosden and Svensson 2008; Steele et al. 2011). We collected a total of 282 mated and 238 unmated *C. viridis* males throughout the entire 12-weeks reproductive season in 2011 at a large pond in Tervuren, Belgium to study temporal variation in sexual selection. We divided the reproductive season in six 2-week periods.

Each male was tested for its flight performance (flight speed and flight endurance) in the laboratory. This was done in a Plexiglas flight tube (2 meter high, 20 cm diameter) which stood in a 43° angle using the methodology described in Therry et al. (2014) that was adjusted for the laboratory. We estimated the flight speed as the maximum height divided by the time to reach it, and flight endurance as the total flight time.

For each male we quantified a set of four physiological and morphological flight-related traits in damselflies: energy storage (fat content), flight muscle ratio, wing length and wing loading. Fat content was quantified based on the protocol of Bligh and Dyer (1959). As the flight muscles of damselflies make up most of the thorax (Marden 1989), we estimated the amount of flight muscle by quantifying the protein content of the thorax (see e.g. Snell-Rood et al. 2014). For this, we used the protocol of Bradford (1976). The flight muscle ratio (FMR) was calculated as the ratio of the estimated flight muscle mass to total wet body mass and expressed as mg per mg wet mass. Wing length was used as a proxy for body size (see e.g. also Plaistow and Siva-Jothy 1999; Carchini et al. 2000). Wing length and wing area were quantified on the digital pictures of the left hind wing using the software TpsDig 2.16 (Rohlf 2010). To quantify wing area we digitized 17 landmarks along the wing margin thereby obtaining a polygon spanning the wing surface. Wing loading was measured as the ratio of total wet body mass to wing area. All statistical analyses were carried out with STATISTICA v.12 (StatSoft, Tulsa, OK, USA).

To test whether the flight performance traits and the physiological and morphological flight-related traits changed through the reproductive season, we ran separate general linear models per trait that included period as response variable and mating status as categorical predictor variable. To test for total sexual selection on flight performance, we ran univariate generalized linear models (separately per flight performance trait) with the flight performance traits as the predictor variables and the mating status (0 for unmated, 1 for mated males) as binary response variable (Lande and Arnold 1983). To generate p-values, we used a binomial error structure and the logit link function (Janzen and Stern 1998). When testing for quadratic selection, we also included the squared terms of the flight performance traits. To test for direct sexual selection on a given flight performance trait, we ran multivariate generalized linear models using a similar statistical model as described above but that included both flight performance traits as independent variables.

Whenever directional sexual selection on a trait was significant we report the univariate linear selection differential (S) and the multivariate linear selection gradient (β) as the regression coefficients of the standardized trait against relative fitness (Lande and Arnold 1983). Whenever quadratic sexual selection on a trait was significant we report the univariate quadratic selection differential (C) and the multivariate quadratic selection gradient (γ) as $2\times$ the regression coefficients of the squared term of the standardized trait against relative fitness (Stinchcombe et al. 2008). Regression coefficients were extracted from the same model as explained above, yet using a normal error distribution (Janzen and Stern 1998).

We similarly evaluated sexual selection on the underlying physiological and morphological flight-related traits. To explicitly test whether these traits contributed to flight performance, we ran separate general linear models per flight performance trait with all four phenotypic traits and their quadratic terms as continuous predictor variables and the flight performance traits as dependent variables. We visualised selection on the flight performance traits and on the four flight-related traits using cubic splines with the software *glms* 4.0 (Schluter 1988).

In **Chapter IV** we sampled the scrambling mated and unmated *C. puella* males in six populations in Central Europe in 2010. In total 337 males (182 unmated, 155 mated) were collected during the peak of the mating season (12 June-22 July). Males were tested for their flight performance (flight speed and flight endurance) *in situ*. For each male we quantified (i) a set of physiological traits related to body condition: a measure of investment in immune function (the activity of the enzyme phenoloxidase), energy storage (fat content) and relative

flight muscle mass (flight muscle ratio), and (ii) a set of morphological traits related to flight in damselflies: wing length, aspect ratio and wing loading. Wing length was used as a size measure (e.g. Carchini et al. 2000).

The activity of phenoloxidase (PO) was measured in hemolymph samples closely following the protocol of Stoks et al. (2006). To obtain fat content and muscle mass we followed the protocol by Swillen et al. (2009). Wing length and wing area were quantified on the digital pictures of the left hind wing using the software TpsDig 2.16 (Rohlf 2010). To quantify wing area we digitized 18 landmarks along the wing margin thereby obtaining a polygon spanning the wing surface. Wing loading was measured as the ratio of total body mass to wing area. To test for total and direct sexual selection we performed similar statistical model as described above in Chapter III using the software STATISTICA v.11 (StatSoft, Tulsa, OK, USA).

3. NEW SCIENTIFIC RESULTS

- The generic status of *Chalcolestes* was supported based on our genetic data. The two *Chalcolestes* taxa formed a monophyletic group separated from other investigated *Lestes* species based on both the mitochondrial COI gene and the nuclear ribosomal ITS region.
- *C. viridis* and *C. parvidens* were differentiated in morphometric space despite that I was unable to find morphometric characters that would always conclusively distinguish them.
- Genetic analysis showed that the two *Chalcolestes* taxa are closely related compared to other European *Lestes* species, but also that they form two monophyletic groups without shared haplotypes, suggesting that lineage sorting was complete and supporting the species status of *C. parvidens*.
- Despite the temporal dynamics in flight endurance values I found persistent sexual selection for an increased endurance, while the selection on two flight-related traits (body size and wing loading) that also contributed to flight endurance, differed strongly through time in case of *C. viridis*.
- I provided support that temporal variation occurred within a single reproductive season for sexual selection on morphological traits in a territorial damselfly, *C. viridis*.

- I tested first the temporally varying sexual selection on performance traits, which confirmed our hypothesis that selection on performance (here flight endurance) is more stable through time than the observed selection on the underlying traits (here size and wing loading).
- I could demonstrate consistent positive sexual selection for flight endurance in a scrambling damselfly, *C. puella*.
- For one trait, fat content, I could demonstrate the full phenotype-performance-fitness axis, where selection for a higher fat content could be explained by the sexual selection for a higher flight endurance and the positive covariation between fat content and flight endurance.
- For three other traits (size, FMR and wing loading), however, I detected selection that could not be explained via their effect on flight performance, generating novel testable hypotheses about how the covariation between these traits and mating success was generated. This also urges caution when using these traits as proxies for the two studied aspects of flight performance, flight speed and flight endurance.
- In general, I provided the first test for spatially and temporally varying sexual selection on performance traits, which confirmed our novel hypothesis that selection on performance (here flight endurance) is more stable through space and time than the observed selection on the underlying traits.

IRODALOMJEGYZÉK / REFERENCES

- Blanckenhorn WU, Morf C, Mühlhäuser C, Reusch T (1999) Spatiotemporal variation in selection on body size in the dung fly *Sepsis cynipsea*. *Journal of Evolutionary Biology* 12: 563-576.
- Blanckenhorn WU, Kraushaar U, Reim C (2003) Sexual selection on morphological and physiological traits and fluctuating asymmetry in the yellow dung fly. *Journal of Evolutionary Biology* 16: 903-913.
- Blanckenhorn WU, Kraushaar URS, Teuschl Y, Reim C (2004) Sexual selection on morphological and physiological traits and fluctuating asymmetry in the black scavenger fly *Sepsis cynipsea*. *Journal of Evolutionary Biology* 17: 629-641.
- Bligh EG, Dyer WJ (1959) A rapid method of total lipid extraction and purification. *Canadian Journal of Biochemistry and Physiology* 37: 911-917.
- Bradford MM (1976) A rapid and sensitive method for the quantification of microgram quantities of protein, utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry* 72: 248-254.
- Carchini G, Chiarotti F, Di Domenico M, Paganotti G (2000) Fluctuating asymmetry, size and mating success in males of *Ischnura elegans* (Vander Linden) (Odonata: Coenagrionidae). *Animal Behaviour* 59: 177-182.
- Dijkstra KDB (2003) A review of the taxonomy of African Odonata: Finding ways to better identification and biogeographic insight. *Cimbebasia* 18: 191-206.
- Dijkstra KDB, Lewington R (2006) *Field guide to the dragonflies of Britain and Europe*. British Wildlife Publishing, Gillingham.
- Gosden TP, Svensson EI (2008) Spatial and temporal dynamics in a sexual selection mosaic. *Evolution* 6: 845-856.
- Heinze J, Trindl A, Seifert B, Yamauchi K (2005) Evolution of male morphology in the ant genus *Cardiocondyla*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37: 278-288.
- Huelsenbeck JP, Ronquist F (2001) MRBAYES: Bayesian inference of phylogeny. *Bioinformatics* 17: 754-755.
- Janzen FJ, Stern HS (1998) Logistic regression for empirical studies of multivariate selection. *Evolution* 52: 1564-1571.
- Jödicke R (1997) *Die Binsenjungfern und Winterlibellen Europas: Lestidae*. Westarp Wissenschaften, Magdeburg.
- Kane RA, Rollinson D (1994) Repetitive sequences in the ribosomal DNA internal transcribed spacer of *Schistosoma haematobium*, *Schistosoma intercalatum* and *Schistosoma mattheei*. *Molecular and Biochemical Parasitology* 63: 153-156.
- Kelly CD, Bussière LF, Gwynne DT (2008) Sexual selection for male mobility in a Giant insect with female-biased size dimorphism. *The American Naturalist* 172: 417-423.
- Kingsolver JG, Hoekstra HE, Hoekstra JM, Berrigan D, Vignieri SN, Hill CE et al. (2001) The strength of phenotypic selection in natural populations. *The American Naturalist* 157: 245-261.
- Kingsolver JG, Diamond SE (2011) Phenotypic selection in natural populations: What limits directional selection? *The American Naturalist* 177: 346-57.
- Lande R, Arnold SJ (1983) The measurement of selection on correlated characters. *Evolution* 37: 1210-1226.
- Marden JH (1989) Bodybuilding dragonflies: costs and benefits of maximising flight muscle. *Physiological Zoology* 62: 505-521.
- Olias M, Weihrauch F, Bedjanič M, Hacet N, Marinov M, Šalamun A (2007) *Lestes parvidens* and *L. viridis* in southeastern Europe: a chorological analysis (Odonata: Lestidae). *Libellula* 26: 243-272.

- Pilgrim EM, Roush SA, Krane DE (2002) Combining DNA sequences and morphology in systematics: Testing the validity of the dragonfly species *Cordulegaster bilineata*. *Heredity* 89: 184-190.
- Pilgrim EM, Von Dohlen CD (2007) Molecular and morphological study of species-level questions within the dragonfly genus *Sympetrum* (Odonata: Libellulidae). *Annals of the Entomological Society of America* 100: 688-702.
- Plaistow S, Siva-Jothy MT (1999) The ontogenetic switch between odonate life history stages: effects on fitness when time and food are limited. *Animal Behaviour* 58: 659-667.
- Punzalan D, Rodd FH, Rowe L (2010) Temporally variable multivariate sexual selection on sexually dimorphic traits in a wild insect population. *The American Naturalist* 175: 401-414.
- Rohlf FJ (2010) tpsDIG Version 2.16. Ecology and Evaluation, SUNY at Stony Brook, New York
- Schluter D (1988) Estimating the form of natural selection on a quantitative trait. *Evolution* 42: 849-861.
- Schmidt EG (2001) Strittige systematische Fragen auf Gattungsniveau bei mitteleuropäischen Libellen (Odonata). *Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums Görlitz* 73: 69-77. [In German; English summary]
- Siepielski AM, DiBattista JD, Carlson SM (2009) It's about time: the temporal dynamics of phenotypic selection in the wild. *Ecology Letters* 12: 1261-1276.
- Siepielski AM, DiBattista JD, Evans JA, Carlson SM (2011) Differences in the temporal dynamics of phenotypic selection among fitness components in the wild. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 278: 1572-1580.
- Simon C, Frati F, Beckenbach A, Crespi B, Liu H, Flook P (1994) Evolution, weighting, and phylogenetic utility of mitochondrial gene sequences and a compilation of conserved PCR primers. *Annals of the Entomological Society of America* 87: 651-701.
- Snell-Rood EC, Espeset A, Boser CJ, White WA, Smykalski R (2014) Anthropogenic changes in sodium affect neural and muscle development in butterflies. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111: 10221-10226.
- Steele DB, Siepielski AM, McPeck MA (2011) Sexual selection and temporal phenotypic variation in a damselfly population. *Journal of Evolutionary Biology* 24: 1517-1532.
- Stinchcombe JR, Agrawal AF, Hohenlohe PA, Arnold SJ, Blows MW (2008) Estimating nonlinear selection gradients using quadratic regression coefficients: double or nothing? *Evolution* 62: 2435-2440.
- Stoks R, Nystrom JL, May ML, McPeck MA (2005) Parallel evolution in ecological and reproductive traits to produce cryptic damselfly species across the holarctic. *Evolution* 59: 1976-1988.
- Stoks R, De Block M, Slos S, Van Doorslaer W, Rolff J (2006) Time constraints mediate predator-induced plasticity in immune function, condition, and life history. *Ecology* 87: 809-815.
- Swillen I, De Block M, Stoks R (2009) Morphological and physiological sexual selection targets in a territorial damselfly. *Ecological Entomology* 34: 677-683.
- Tamura K, Peterson D, Peterson N, Stecher G, Nei M, Kumar S (2011) MEGA5: Molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. *Molecular Biology and Evolution* 28: 2731-2739.
- Therry L, Gyulavári HA, Schillewaert S, Bonte D, Stoks R (2014) Integrating large-scale geographic patterns in flight morphology, flight characteristics and sexual selection in a range-expanding damselfly. *Ecography* 37: 1012-1021.



Nyilvántartási szám: DEENK/243/2015.PL
Tárgy: PhD Publikációs Lista

Jelölt: Gyulavári Hajnalka Anna
Neptun kód: RJEIGO
Doktori Iskola: Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola
MTMT azonosító: 10039976

A PhD értekezés alapjául szolgáló közlemények

Idegen nyelvű tudományos közlemény(ek) külföldi folyóiratban (2)

1. **Gyulavári, H.A.**, Therry, L., Dévai, G., Stoks, R.: Sexual selection on flight endurance, flight-related morphology and physiology in a scrambling damselfly.
Evol. Ecol. 28 (4), 639-654, 2014. ISSN: 0269-7653.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s10682-014-9703-1>
IF:2.517
2. **Gyulavári, H.A.**, Felföldi, T., Benken, T., Szabó, L.J., Miskolczi, M., Cserhádi, C., Horvai, V., Márialigeti, K., Dévai, G.: Morphometric and molecular studies on the populations of the damselflies *Chalcolestes viridis* and *C. parvidens* (Odonata, Lestidae).
Int. J. of Odonatology. 14 (4), 329-339, 2011. ISSN: 1388-7890.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1080/13887890.2011.651983>
IF:0.614

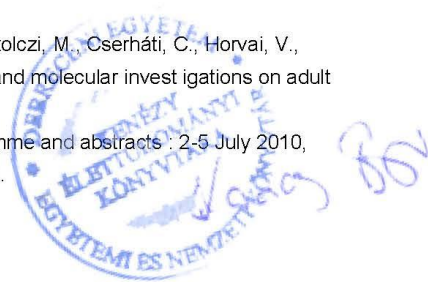
Magyar nyelvű konferencia közlemény(ek) (4)

3. **Gyulavári H.**, Miskolczi M., Dévai G.: A zöld rabló [*Chalcolestes viridis* (VAN DER LINDEN, 1825)] három populációjának morfometriai vizsgálata.
In: VI. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia Program és összefoglalók
Villány, 2009. április 16-18. Szerk.: Csabai Zoltán, [s.n.], [S.l.], 29, 2009.





4. **Gyulavári H.A.**, Nagy H.B., Cserhádi C., Schnitcher C., Grigorszky I., Miskolczi M., Dévai G.: A *Chalcolestes viridis* (van der Linden, 1825) két keletmagyarországi populációjából származó hímek összehasonlító jellemzése.
In: V. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia Program és összefoglalók Nyíregyháza, 2008. április 10-12. Szerk.: Csabai Zoltán, [s.n.], [S.I.], 20, 2008.
5. **Gyulavári H.A.**, Nagy H.B., Cserhádi C., Grigorszky I., Miskolczi M., Dévai G.: A vitatott taxonómiai helyzetű *Chalcolestes Viridis* (Van der Linden, 1825) egyik magyarországi populációjának jellemzése.
Hidrol. Közöny. 88 (6), 66-69, 2008. ISSN: 0018-1323.
6. **Gyulavári H.A.**, Nagy H.B.: A vitatott taxonómiai helyzetű *Chalcolestes Viridis* (Van der Linden, 1825; Odonata : Lestidae) halápi populációjának jellemzése.
In: XLIX. Hidrobiológus Napok : A Balaton és vízrendszere - a Balaton-kutatás története : Tihany 2007 október 3-5. Szerk.: Bíró Péter, Magyar Hidrológiai Társaság Limnológiai Szakosztálya, Budapest, 22, 2007.
- Idegen nyelvű konferencia közlemény(ek) (5)
7. **Gyulavári, H.A.**, Therry, L., Dévai, G., Stoks, R.: Sexual selection on flight endurance and flight-related morphology and physiology in a scrambling damselfly.
In: 3rd European Congress on Odonatology, Montpellier, France, 7-10 July 2014 : Abstract book. [s.n.], [S.I.], 16, 2014.
8. **Gyulavári H.A.**, Felföldi T., Benken T., Szabó L.J., Miskolczi M., Cserhádi C., Horvai V., Márialigeti K., Dévai G.: Comparative analysis of the species-group taxa in genus *Chalcolestes* based on different DNA sequences.
In: 9th European Congress of Entomology, Budapest, Magyarország, 2010. augusztus 22-27. : Programme and Book of Abstracts. [s.n.], [S.I.], 94-95, 2010.
9. **Gyulavári, H.A.**, Felföldi, T., Benken, T., Szabó, L.J., Miskolczi, M., Cserhádi, C., Horvai, V., Márialigeti, K., Dévai, G.: Preliminary morphometric and molecular investigations on adult specimens of two *Lestes* (*Chalcolestes*) taxa.
In: 1st European Congress on Odonatology : programme and abstracts : 2-5 July 2010, Vairão-Vila do Conde, Portugal. [s.n.], [S.I.], 19, 2010.





10. **Gyulavári, H.A.**, Benken, T., Szabó, L.J., Cserhádi, C., Horvai, V., Miskolczi, M., Dévai, G.: Comparative morphometrical analysis of *Lestes* (*Chalcolestes*) *parvidens* and *L. viridis* populations.
In: 29. Jahrestagung der Gesellschaft deutschsprachiger Odonatologen (GdO), Rothenburg ob der Tauber, 19.-21. März 2010. Ed.: Florian Weihrauch, GdO, Börnsen, 53-54, 2010.
11. **Gyulavári, H.A.**, Nagy, H.B., Cserhádi, C., Grigorszky, I., Miskolczi, M., Dévai, G.: The characterization of an Hungarian population of *Chalcolestes viridis* possessing a controversial taxonomical status.
In: 27. Jahrestagung Gesellschaft Deutschsprachiger Odonatologen (GdO), Potsdam, 8-9. März 2008. Ed.: Ole Müller, Michael Dieke, Martin Lemke, GdO, Börnsen, 25-26, 2008.

További Közlemények

Magyar nyelvű közlemény(ek) hazai folyóiratban (8)

12. Kis O., Vajda C., **Gyulavári H.A.**, Szabó L.J., Miskolczi M., Cserhádi C., Dévai G.: A nyugati zöld rabló [*Chalcolestes viridis* (Vander Linden, 1825)] egy észak-magyarországi imágópopulációjának morfológiai jellemzése.
Studia Odonatol. Hung. 16, 5-28, 2014. ISSN: 1217-453X.
13. Kis O., Vajda C., **Gyulavári H.A.**, Szabó L.J., Miskolczi M., Dévai G.: A keleti zöld rabló (*Chalcolestes parvidens* Artobolevskij, 1929) egy északkelet-magyarországi imágópopulációjának morfológiai jellemzése.
Studia Odonatol. Hung. 15, 49-72, 2013. ISSN: 1217-453X.
14. Kis O., Vajda C., Kézér K., Szabó L.J., Miskolczi M., Cserhádi C., **Gyulavári H.A.**, Dévai G.: A nagy foltosrabló [*Lestes macrostigma* (EVERSMANN, 1836)] egy magyarországi szikes vízi imágópopulációjának morfometriai jellemzése.
Studia Odonatol. Hung. 14, 81-102, 2012. ISSN: 1217-453X.
15. Deák C., Czirok A., **Gyulavári H.A.**, Mauchart P., Horvai V.: Adatok a Dél-Dunántúli púposszúnyog-faunájához (Diptera: Simuliidae).
Acta biol. Debr., Suppl. oecol. Hung. 26, 45-51, 2011. ISSN: 0236-8684.



16. Szalay P.É., **Gyulavári H.A.**, Szabó L.J., Miskolczi M., Cserhádi C., Dévai G.: A zöld légivadász (*Erythroma viridulum* HARPENTIER 1840) négy északkelet-magyarországi populációból származó hím imágóinak összehasonlító morfológiai elemzése.
Studia Odonatol. Hung. 12 (5), 5-32, 2011. ISSN: 1217-453X.
17. Horvai V., Czirik A., **Gyulavári H.A.**, Mauchart P.: Adatok a Karasica vízgyűjtőjének tizlábú rák-faunájához (Crustacea: Decapoda).
Acta biol. Debr., Suppl. oecol. Hung. 21, 91-97, 2010. ISSN: 0236-8684.
18. Czirik A., Horvai V., **Gyulavári H.A.**: A makrogerinctelen fauna változása a Völgységi-patak hossz-szelvényében egyes biotikus indexek alapján.
Acta biol. Debr., Suppl. oecol. Hung. 26, 27-39, 2009. ISSN: 0236-8684.
19. Horvai V., Czirik A., **Gyulavári H.A.**: Az *Asellus aquaticus* (Isopoda) és a felemáslábú rákok (Amphipoda) tömegességének alakulása a Völgységi-patak hossz-szelvényében.
Acta biol. Debr., Suppl. oecol. Hung. 20, 107-114, 2009. ISSN: 0236-8684.

Idegen nyelvű közlemény(ek) külföldi folyóiratban (2)

20. van Dinh, K., Janssens, L., Therry, L., **Gyulavári, H.A.**, Bervoets, L., Stoks, R.: Rapid evolution of increased vulnerability to an insecticide at the expansion front in a poleward moving damselfly.
Evolutionary Applications. "Accepted by Publisher" (2015) ISSN: 1752-4571.
IF:3.896 (2014)
21. Therry, L., **Gyulavári, H.A.**, Schillewaert, S., Bonte, D., Stoks, R.: Integrating large-scale geographic patterns in flight morphology, flight characteristics and sexual selection in a range-expanding damselfly.
Ecography. 37 (10), 1012-1021, 2014. ISSN: 0906-7590.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/ecog.00630>
IF:4.774





Magyar nyelvű konferencia közlemény(ek) (10)

22. Vajda C., **Gyulavári H.A.**: Előtanulmány a Lestes- és a Chalcolestes-fajok összehasonlítására hím imágók ivarkészüléke alapján [Preliminary studies on comparison of male Lestes and Chalcolestes adult damselfly species based on their sexual organs].
In: Akvatikus és teresztrisz kutatások kapcsolata : Hidrobiológus Napok programfüzete.
Szerk.: Bíró Péter, Reskóné Nagy Mária, Kiss Keve Tihamér, Magyar Hidrológiai Társaság Limnológiai Szakosztálya, Budapest, 49, 2013.
23. Kis O., **Gyulavári H.A.**, Szabó L.J., Cserhádi C., Miskolczi M., Dévai G.: A zöld rabló [Chalcolestes viridis (VAN DER LINDEN, 1825)] két alfajának összehasonlító morfológiai jellemzése egyegy magyarországi imágópopuláció alapján.
In: VIII. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia Program és összefoglalók Jósvafő, 2011. április 14-16. Szerk.: Bereczki Csaba, [s.n.], [S.I.], 32-33, 2011.
24. Perneckner B., Reitz B., Mauchart P., **Gyulavári H.A.**, Czirok A., Horvai V.: Városi tisztított szennyvíz hatása a makrogerinctelen fauna összetételére a Völgységipatak Vékény - Váraljai szakaszán.
In: VIII. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia Program és összefoglalók Jósvafő, 2011. április 14-16. Szerk.: Bereczki Csaba, [s.n.], [S.I.], 43, 2011.
25. Deák C., Czirok A., **Gyulavári H.A.**, Mauchart P., Horvai V.: Adatok a Dél-Dunántúli püposzúnyog-faunájához (Diptera: Simuliidae).
In: VIII. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia Program és összefoglalók Jósvafő, 2011. április 14-16. Szerk.: Bereczki Csaba, [s.n.], [S.I.], 22, 2011.
26. Kalmár A.F., Dévai G., **Gyulavári H.A.**, Jakab T.: Újabb adatok a Dél-Nyírség (ET 56 UTM hálózathoz) szitakötő-faunájához (Odonata), lárvá-, exuvium- és imágóvizsgálatok alapján.
In: VII. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia Program és összefoglalók Sümeg, 2010. április 15-17. Szerk.: Bereczki Csaba, [s.n.], [S.I.], 28, 2010.
27. Horvai V., Czirok A., **Gyulavári H.A.**, Mauchart P.: Adatok a Karasica vízgyűjtőjének tízlábú rák-faunájához (Crustacea: Decapoda).
In: VII. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia Program és összefoglalók Sümeg, 2010. április 15-17. Szerk.: Bereczki Csaba, [s.n.], [S.I.], 26-27, 2010.
28. Horvai V., Czirok A., **Gyulavári H.A.**: A víziászka (Isopoda) és felemáslábú rákok (Amphipoda) fajösszetételének és tömegességének alakulása a Völgységipatak hossz-szelvényében.
In: VI. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia Program és összefoglalók Villány, 2009. április 16-18. Szerk.: Csabai Zoltán, [s.n.], [S.I.], 30, 2009.



29. Czirik A., Horvai V., **Gyulavári H.A.**: Egyes környezeti változók hatása a makrogerinctelen közösség összetételére a Völgységi-patak hosszszelvényében.
In: VI. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia Program és összefoglalók
Villány, 2009. április 16-18. Szerk.: Csabai Zoltán, [s.n.], [S.l.], 21, 2009.
30. Prill É., **Gyulavári H.**, Jakab T., Miskolczi M., Dévai G.: Az érces szitakötő [*Cordulia aenea* (Linné, 1758)] egyik magyarországi populációjának átfogó jellemzése a morfológiai jellemzők, a testtömeg és az energiatartalom alapján.
Hidrol. Közöny. 89 (6), 49-52, 2009. ISSN: 0018-1323.
31. Prill É., **Gyulavári H.**, Jakab T., Miskolczi M., Dévai G.: Az érces szitakötő [*Cordulia aenea* (Linné, 1758)] imágójának átfogó jellemzése egy magyarországi populáció testméret-, testtömeg és energiatartalom-adatai alapján.
In: L. Hidrobiológus Napok : A hazai hidrobiológia 50 éve Tihany, 2008. október 1-3. Szerk.: Bíró Péter, Reskóné Nagy Mária, Kiss Keve Tihamér, Magyar Hidrológiai Társaság Limnológiai Szakosztálya, Budapest, 35, 2008.

Idegen nyelvű konferencia közlemény(ek) (2)

32. Kis, O., **Gyulavári, H.A.**, Szabó, L.J., Cserhádi, C., Miskolczi, M., Dévai, G.: Comparative morphometric description of two Hungarian adult populations of the genus *Chalcolestes*.
In: 31. Jahrestagung der Gesellschaft deutschsprachiger Odonatologen (GdO) e. V. 9. bis 11. März 2012 in Freiberg. Ed.: Marko Olías, André Günther, GdO, Freiberg, 63-64, 2012.
33. Kézér, K., **Gyulavári, H.A.**, Szabó, L.J., Cserhádi, C., Miskolczi, M., Dévai, G.: Morphometrical characterization of the Dark Spreadwing, *Lestes macrostigma*, based on the adult population from a typical Hungarian alkaline pond.
In: 29. Jahrestagung der Gesellschaft deutschsprachiger Odonatologen (GdO), Rothenburg ob der Tauber, 19.-21. März 2010. Ed.: Florian Weihrauch, GdO, Bönnsen, 59-60, 2010.

A közlő folyóiratok összesített impakt faktora: 11,801

A közlő folyóiratok összesített impakt faktora (az értekezés alapjául szolgáló közleményekre): 3,131

A DEENK a Jelölt által az IDEa Tudóstérbe feltöltött adatok bibliográfiai és tudományometriai ellenőrzését a tudományos adatbázisok és a Journal Citation Reports Impact Factor lista alapján elvégezte.

Debrecen, 2015.11.24.



Registry number: DEENK/243/2015.PL
Subject: Ph.D. List of Publications

Candidate: Hajnalka Anna Gyulavári
Neptun ID: RJEIGO
Doctoral School: Pál Juhász-Nagy Doctoral School of Biology and Environmental Sciences
MTMT ID: 10039976

List of publications related to the dissertation

Foreign language scientific article(s) in international journal(s) (2)

1. **Gyulavári, H.A.**, Therry, L., Dévai, G., Stoks, R.: Sexual selection on flight endurance, flight-related morphology and physiology in a scrambling damselfly.
Evol. Ecol. 28 (4), 639-654, 2014. ISSN: 0269-7653.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s10682-014-9703-1>
IF:2.517
2. **Gyulavári, H.A.**, Felföldi, T., Benken, T., Szabó, L.J., Miskolczi, M., Cserhádi, C., Horvai, V., Márialigeti, K., Dévai, G.: Morphometric and molecular studies on the populations of the damselflies *Chalcolestes viridis* and *C. parvidens* (Odonata, Lestidae).
Int. J. of Odonatology. 14 (4), 329-339, 2011. ISSN: 1388-7890.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1080/13887890.2011.651983>
IF:0.614

Hungarian conference proceeding(s) (4)

3. **Gyulavári H.**, Miskolczi M., Dévai G.: A zöld rabló [*Chalcolestes viridis* (VAN DER LINDEN, 1825)] három populációjának morfometriai vizsgálata.
In: VI. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia Program és összefoglalók Villány, 2009. április 16-18. Szerk.: Csabai Zoltán, [s.n.], [S.I.], 29, 2009.
4. **Gyulavári H.A.**, Nagy H.B., Cserhádi C., Schnitken C., Grigorszky I., Miskolczi M., Dévai G.: A *Chalcolestes viridis* (van der Linden, 1825) két keletmagyarországi populációjából származó hímek összehasonlító jellemzése.
In: V. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia Program és összefoglalók Nyíregyháza, 2008. április 10-12. Szerk.: Csabai Zoltán, [s.n.], [S.I.], 20, 2008.



5. **Gyulavári H.A.**, Nagy H.B., Cserhádi C., Grigorszky I., Miskolczi M., Dévai G.: A vitatott taxonómiai helyzetű *Chalcolestes Viridis* (Van der Linden, 1825) egyik magyarországi populációjának jellemzése.

Hidrol. Közöny. 88 (6), 66-69, 2008. ISSN: 0018-1323.

6. **Gyulavári H.A.**, Nagy H.B.: A vitatott taxonómiai helyzetű *Chalcolestes Viridis* (Van der Linden, 1825; Odonata : Lestidae) halápi populációjának jellemzése.

In: XLIX. Hidrobiológus Napok : A Balaton és vízrendszere - a Balaton-kutatás története : Tihany 2007 október 3-5. Szerk.: Bíró Péter, Magyar Hidrológiai Társaság Limnológiai Szakosztálya, Budapest, 22, 2007.

Foreign language conference proceeding(s) (5)

7. **Gyulavári, H.A.**, Therry, L., Dévai, G., Stoks, R.: Sexual selection on flight endurance and flight-related morphology and physiology in a scrambling damselfly.

In: 3rd European Congress on Odonatology, Montpellier, France, 7-10 July 2014 : Abstract book. [s.n.], [S.l.], 16, 2014.

8. **Gyulavári H.A.**, Felföldi T., Benken T., Szabó L.J., Miskolczi M., Cserhádi C., Horvai V., Márialigeti K., Dévai G.: Comparative analysis of the species-group taxa in genus *Chalcolestes* based on different DNA sequences.

In: 9th European Congress of Entomology, Budapest, Magyarország, 2010. augusztus 22-27. : Programme and Book of Abstracts. [s.n.], [S.l.], 94-95, 2010.

9. **Gyulavári, H.A.**, Felföldi, T., Benken, T., Szabó, L.J., Miskolczi, M., Cserhádi, C., Horvai, V., Márialigeti, K., Dévai, G.: Preliminary morphometric and molecular investigations on adult specimens of two *Lestes* (*Chalcolestes*) taxa.

In: 1st European Congress on Odonatology : programme and abstracts : 2-5 July 2010, Vairão-Vila do Conde, Portugal. [s.n.], [S.l.], 19, 2010.

10. **Gyulavári, H.A.**, Benken, T., Szabó, L.J., Cserhádi, C., Horvai, V., Miskolczi, M., Dévai, G.: Comparative morphometrical analysis of *Lestes* (*Chalcolestes*) *parvidens* and *L. viridis* populations.

In: 29. Jahrestagung der Gesellschaft deutschsprachiger Odonatologen (GdO), Rothenburg ob der Tauber, 19.-21. März 2010. Ed.: Florian Weihrauch, GdO, Börnsen, 53-54, 2010.





11. **Gyulavári, H.A.**, Nagy, H.B., Cserhádi, C., Grigorszky, I., Miskolczi, M., Dévai, G.: The characterization of an Hungarian population of *Chalcolestes viridis* possessing a controversial taxonomical status.
In: 27. Jahrestagung Gesellschaft Deutschsprachiger Odonatologen (GdO), Potsdam, 8-9. März 2008. Ed.: Ole Müller, Michael Dieke, Martin Lemke, GdO, Börsen, 25-26, 2008.

List of other publications

Hungarian scientific article(s) in Hungarian journal(s) (8)

12. Kis O., Vajda C., **Gyulavári H.A.**, Szabó L.J., Miskolczi M., Cserhádi C., Dévai G.: A nyugati zöld rabló [*Chalcolestes viridis* (Vander Linden, 1825)] egy észak-magyarországi imágópopulációjának morfológiai jellemzése.
Studia Odonatol. Hung. 16, 5-28, 2014. ISSN: 1217-453X.
13. Kis O., Vajda C., **Gyulavári H.A.**, Szabó L.J., Miskolczi M., Dévai G.: A keleti zöld rabló (*Chalcolestes parvidens* Artobolevskij, 1929) egy északkelet-magyarországi imágópopulációjának morfológiai jellemzése.
Studia Odonatol. Hung. 15, 49-72, 2013. ISSN: 1217-453X.
14. Kis O., Vajda C., Kézér K., Szabó L.J., Miskolczi M., Cserhádi C., **Gyulavári H.A.**, Dévai G.: A nagy foltosrabló [*Lestes macrostigma* (EVERSMANN, 1836)] egy magyarországi szikes vízi imágópopulációjának morfometriai jellemzése.
Studia Odonatol. Hung. 14, 81-102, 2012. ISSN: 1217-453X.
15. Deák C., Czirik A., **Gyulavári H.A.**, Mauchart P., Horvai V.: Adatok a Dél-Dunántúli púposzúnyog-faunájához (Diptera: Simuliidae).
Acta biol. Debr., Suppl. oecol. Hung. 26, 45-51, 2011. ISSN: 0236-8684.
16. Szalay P.É., **Gyulavári H.A.**, Szabó L.J., Miskolczi M., Cserhádi C., Dévai G.: A zöld légivadász (*Erythroma viridulum* HARPENTIER 1840) négy északkelet-magyarországi populációból származó hím imágóinak összehasonlító morfometriai elemzése.
Studia Odonatol. Hung. 12 (5), 5-32, 2011. ISSN: 1217-453X.



17. Horvai V., Czirok A., **Gyulavári H.A.**, Mauchart P.: Adatok a Karasica vízgyűjtőjének tízlábú rák-faunájához (Crustacea: Decapoda).
Acta biol. Debr., Suppl. oecol. Hung. 21, 91-97, 2010. ISSN: 0236-8684.
18. Czirok A., Horvai V., **Gyulavári H.A.**: A makrogerinctelen fauna változása a Völgységi-patak hossz-szelvényében egyes biotikus indexek alapján.
Acta biol. Debr., Suppl. oecol. Hung. 26, 27-39, 2009. ISSN: 0236-8684.
19. Horvai V., Czirok A., **Gyulavári H.A.**: Az Asellus aquaticus (Isopoda) és a felemáslábú rákok (Amphipoda) tömegességének alakulása a Völgységi-patak hossz-szelvényében.
Acta biol. Debr., Suppl. oecol. Hung. 20, 107-114, 2009. ISSN: 0236-8684.

Foreign language scientific article(s) in international journal(s) (2)

20. van Dinh, K., Janssens, L., Therry, L., **Gyulavári, H.A.**, Bervoets, L., Stoks, R.: Rapid evolution of increased vulnerability to an insecticide at the expansion front in a poleward moving damselfly.
Evolutionary Applications. "Accepted by Publisher" (2015) ISSN: 1752-4571.
IF:3.896 (2014)
21. Therry, L., **Gyulavári, H.A.**, Schillewaert, S., Bonte, D., Stoks, R.: Integrating large-scale geographic patterns in flight morphology, flight characteristics and sexual selection in a range-expanding damselfly.
Ecography. 37 (10), 1012-1021, 2014. ISSN: 0906-7590.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/ecog.00630>
IF:4.774

Hungarian conference proceeding(s) (10)

22. Vajda C., **Gyulavári H.A.**: Előtanulmány a Lestes- és a Chalcolestes-fajok összehasonlítására hím imágók ivarkészüléke alapján [Preliminary studies on comparison of male Lestes and Chalcolestes adult damselfly species based on their sexual organs].
In: Akvatis és teresztris kutatások kapcsolata : Hidrobiológus Napok programfüzete.
Szerk.: Bíró Péter, Reskóné Nagy Mária, Kiss Keve Tihamér, Magyar Hidrológiai Társaság Limnológiai Szakosztálya, Budapest, 49, 2013.



23. Kis O., **Gyulavári H.A.**, Szabó L.J., Cserhádi C., Miskolczi M., Dévai G.: A zöld rabló [*Chalcolestes viridis* (VAN DER LINDEN, 1825)] két alfajának összehasonlító morfológiai jellemzése egyegy magyarországi imágópopuláció alapján.
In: VIII. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia Program és összefoglalók
Jósvafő, 2011. április 14-16. Szerk.: Bereczki Csaba, [s.n.], [S.I.], 32-33, 2011.
24. Perneckner B., Reitz B., Mauchart P., **Gyulavári H.A.**, Czirok A., Horvai V.: Városi tisztított szennyvíz hatása a makrogerinctelen fauna összetételére a Völgységipatak Vékény - Váraljai szakaszán.
In: VIII. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia Program és összefoglalók
Jósvafő, 2011. április 14-16. Szerk.: Bereczki Csaba, [s.n.], [S.I.], 43, 2011.
25. Deák C., Czirok A., **Gyulavári H.A.**, Mauchart P., Horvai V.: Adatok a Dél-Dunántúli púposszúnyog-faunájához (Diptera: Simuliidae).
In: VIII. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia Program és összefoglalók
Jósvafő, 2011. április 14-16. Szerk.: Bereczki Csaba, [s.n.], [S.I.], 22, 2011.
26. Kalmár A.F., Dévai G., **Gyulavári H.A.**, Jakab T.: Újabb adatok a Dél-Nyírség (ET 56 UTM hálózathoz) szitakötő-faunájához (Odonata), lárvá-, exuvium- és imágóvizsgálatok alapján.
In: VII. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia Program és összefoglalók
Sümeg, 2010. április 15-17. Szerk.: Bereczki Csaba, [s.n.], [S.I.], 28, 2010.
27. Horvai V., Czirok A., **Gyulavári H.A.**, Mauchart P.: Adatok a Karasica vízgyűjtőjének tízlábú rák-faunájához (Crustacea: Decapoda).
In: VII. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia Program és összefoglalók
Sümeg, 2010. április 15-17. Szerk.: Bereczki Csaba, [s.n.], [S.I.], 26-27, 2010.
28. Horvai V., Czirok A., **Gyulavári H.A.**: A víziászka (Isopoda) és felemáslábú rákok (Amphipoda) fajösszetételének és tömegességének alakulása a Völgységi-patak hossz-szelvényében.
In: VI. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia Program és összefoglalók
Villány, 2009. április 16-18. Szerk.: Csabai Zoltán, [s.n.], [S.I.], 30, 2009.
29. Czirok A., Horvai V., **Gyulavári H.A.**: Egyes környezeti változók hatása a makrogerinctelen közösség összetételére a Völgységi-patak hossz-szelvényében.
In: VI. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia Program és összefoglalók
Villány, 2009. április 16-18. Szerk.: Csabai Zoltán, [s.n.], [S.I.], 21, 2009.



30. Prill É., **Gyulavári H.**, Jakab T., Miskolczi M., Dévai G.: Az érces szitakötő [*cordulia aenea* (linné, 1758)] egyik magyarországi populációjának átfogó jellemzése a morfológiai jellemzők, a testtömeg és az energiatartalom alapján.
Hidrol. Közöny. 89 (6), 49-52, 2009. ISSN: 0018-1323.
31. Prill É., **Gyulavári H.**, Jakab T., Miskolczi M., Dévai G.: Az érces szitakötő [*Cordulia aenea* (Linné, 1758)] imágójának átfogó jellemzése egy magyarországi populáció testméret-, testtömeg és energiatartalom-adatai alapján.
In: L. Hidrobiológus Napok : A hazai hidrobiológia 50 éve Tihany, 2008. október 1-3. Szerk.: Bíró Péter, Reskóné Nagy Mária, Kiss Keve Tihamér, Magyar Hidrológiai Társaság Limnológiai Szakosztálya, Budapest, 35, 2008.

Foreign language conference proceeding(s) (2)

32. Kis, O., **Gyulavári, H.A.**, Szabó, L.J., Cserhádi, C., Miskolczi, M., Dévai, G.: Comparative morphometric description of two Hungarian adult populations of the genus *Chalcolestes*.
In: 31. Jahrestagung der Gesellschaft deutschsprachiger Odonatologen (GdO) e. V. 9. bis 11. März 2012 in Freiberg. Ed.: Marko Olias, André Günther, GdO, Freiberg, 63-64, 2012.
33. Kézér, K., **Gyulavári, H.A.**, Szabó, L.J., Cserhádi, C., Miskolczi, M., Dévai, G.: Morphometrical characterization of the Dark Spreadwing, *Lestes macrostigma*, based on the adult population from a typical Hungarian alkaline pond.
In: 29. Jahrestagung der Gesellschaft deutschsprachiger Odonatologen (GdO), Rothenburg ob der Tauber, 19.-21. März 2010. Ed.: Florian Weihrauch, GdO, Bönnsen, 59-60, 2010.

Total IF of journals (all publications): 11,801

Total IF of journals (publications related to the dissertation): 3,131

The Candidate's publication data submitted to the iDEa Tudóstér have been validated by DEENK on the basis of Web of Science, Scopus and Journal Citation Report (Impact Factor) databases.

24 November, 2015

